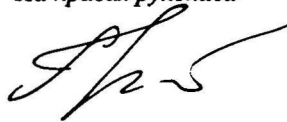


0-787238

На правах рукописи



ГРЕБЕЛЬНЫЙ
Сергей Дмитриевич

КЛОНИРОВАНИЕ В ПРИРОДЕ
Роль остановки генетической рекомбинации в формировании
фауны и флоры

03.02.04 — зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург
2011

Работа выполнена в Лаборатории морских исследований Учреждения
Российской Академии Наук Зоологического института РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, академик РАН Сергей Георгиевич Инге-Вечтомов

доктор биологических наук Сергей Григорьевич Васецкий

доктор биологических наук Елена Евгеньевна Коваленко

Ведущая организация: Московский государственный университет имени
М.В. Ломоносова

Защита диссертации состоится 14. 04. 2011 года в 16 часов на заседании совета
Д 212.232.08 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Санкт-
Петербургском государственном университете по адресу: 199034, Санкт-
Петербург, Университетская наб., 7/9, ауд. 133.

Полный текст диссертации опубликован в книге (Гребельный С.Д., 2008.
«Клонирование в природе: роль остановки генетической рекомбинации в
формировании фауны и флоры», Санкт-Петербург, издание Зоол. ин-та
РАН, 287 с.), с которой можно ознакомиться в библиотеке Санкт-
Петербургского университета, в библиотеках Зоологического и Ботаниче-
ского института, а также на сайте Лаборатории морских исследований ЗИН
РАН по адресу:

<http://www.zin.ru/labs/marine/index.html>

Автореферат разослан 10. 03. 2011

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КИ



0000585001

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук
E-mail: katrin.home@mail.ru

/Е.Б. Ягунова/

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования.

Разработке методов клонирования животных в настоящее время уделяется большое внимание. Интерес к этой теме связан прежде всего с использованием клональных линий в медицинских исследованиях и в практическом животноводстве, где виды и формы, способные к клонированию (шелкопряд, дрозофила, серебряный карась, форель и др.), показали несомненные преимущества. Наряду с экспериментальными работами, огромный и до сих пор слабо использованный материал для анализа механизмов клонирования дают многочисленные случаи клонального размножения, обнаруживаемые в дикой природе.

С научной, академической точки зрения изучение лабораторных и естественных клонирующихся форм важно потому, что оно позволяет понять механизмы остановки генетической рекомбинации и те последствия, которые бесполое, партеногенетическое и иное апомиктическое размножение имеет для природных популяций. Генетический полиморфизм особей и эволюционное будущее слагаемых ими локальных популяций, а вслед за тем и видов, в большой степени определяются способом размножения. Поэтому изучение остановки или значительного ограничения рекомбинации имеет первостепенное значение для понимания общих биологических проблем, в том числе вопросов, касающихся видообразования (градуального и сальтационного), устойчивости природных сообществ, роли видов-интродуцентов и многих других сторон эволюционной биологии.

Объект исследования. Удобным объектом для исследования клональных популяций служат низшие беспозвоночные животные — губки, актинии и другие кишечнополостные, у которых чаще, чем у более высокоорганизованных форм, наблюдается бесполое, соматическое размножение (делением, лацерацией и пр.). Однако слабая изученность их кариологической изменчивости, мелкие размеры хромосом, трудность обнаружения полиплоидных

форм, далеко не устоявшаяся систематика (трудности разделения внутривидовых форм, разногласия специалистов в определении их таксономического статуса) сильно ограничивают сбор и сравнение данных. Поэтому большая часть использованных в диссертации материалов относится к более высокоорганизованным организмам — ракообразным, насекомым и позвоночным животным, в отношении которых накоплены более многочисленные и точные наблюдения. Они касаются структурного и экспериментального изучения полиплоидии, межвидовой гибридизации, а также партеногенеза и других вторичных изменений «обычного» полового размножения, происходящего через посредство яйца.

Вопросы, касающиеся полиплоидии, географического распространения полиплоидов, а также диплоидных нерекombинирующих видов, подробно обсуждаются с привлечением ботанического материала, поскольку крупные размеры хромосом сосудистых растений позволили ботаникам уже к середине 20-го века сделать весьма значительные обобщения (Manton, 1950; Löve *et al.*, 1977; Грант, 1984; Soltis & Soltis, 1993; Kondrashov, 1997). Если проверенные и упорядоченные факты, относящиеся к растениям, можно было черпать из книг, каталогов, сводок, то сведения о позвоночных и, в особенности, о низших беспозвоночных животных приходилось собирать из журнальных исследовательских статей.

Особенно важными для рассмотрения необычных вариантов клонального и полуклонального размножения у четных и нечетных полиплоидов гибридного происхождения оказались работы Б. П. Астаурова и В. А. Струнникова (Струнников, 1958; Астауров, 1968) по шелкопрядам, Мантовани и Скали с соавторами (Mantovani *et al.*, 1991; Mantovani & Scali, 1992) по палочникам, Л. Я. Боркина, А. Е. Виноградова, Г. А. Лады с соавторами (Боркин *et al.*, 1987; Vinogradov *et al.*, 1990, 1991; Lada *et al.*, 1995) по земноводным, В. Н. Яковлева и Ю. В. Слынько (Яковлев и Слынько, 1998; Слынько, 2000) по карповым рыбам; Тинсли и Кобэлла с соавторами (Tinsley & Kobel, 1996) по шпорцевым лягушкам.

Благодаря широкому применению современных молекулярно-генетических методов, изучение гибридных по происхождению клонов, рас и видов в последнее время стало таксономически более равномерным. Однако использование данных, относящихся ко многим группам, все еще затруднено несовершенством их систематики. Разнообразие групп животных, которые послужили материалом для анализа и выводов, изложенных в диссертации, отражает таблица 2 (с. 20–21).

Цель и задачи исследования. Основная цель работы состояла в том, чтобы объяснить широкое распространение в природе клонального размножения. Для этого нужно было описать преимущества, которые обычно получают формы, переходящие к размножению без половой рекомбинации или со строгим ограничением рекомбинации.

Первой задачей на пути к пониманию преимуществ клонального размножения было сопоставление генетических последствий мейоза у двуполых и партеногенетически видов. Оно могло проводиться на основании имеющихся в литературе подробных исследований мейоза у «обычных» и у партеногенетических видов, а также на материале экспериментального и естественного партеногенеза.

Другим подходом к изучению клонирования стало рассмотрение процессов, протекающих в природных популяциях при их временном (сезонном) переходе к размножению без рекомбинации и очевидном, наблюдаемом в эксперименте, изменении генотипического состава.

Следующим шагом было изучение перехода к партеногенезу в более крупном масштабе времени (сотни и тысячи лет), путем сравнения ареалов клональных форм и их двуполых предков. Географический подход позволяет перейти от анализа структур (хромосомных наборов, уровня пloidности, видоизменений мейоза) к обсуждению расселения и истории вида.

Наконец, последний этап предпринятого в этой работе рассмотрения различных вариантов размножения без рекомбинации (или с резким нарушением рекомбинации) позволил дать объяснение недолговечности боль-

шинства клональных форм в сравнении с их двуполыми предками и родственниками.

Научная новизна работы

1. В предлагаемой работе впервые показано насколько велика роль клональных и полуклональных видов, рас и форм в создании биологического разнообразия многих групп животных (табл. 2, с. 20–21). Если для обогащения видового состава региональных флор (особенно высокогорных и арктических) большое значение полиплоидии и других механизмов сальтационного видообразования в настоящее время можно считать общепризнанным, то в отношении фаунистических комплексов наземных и, тем более, морских животных значение этих процессов до сих пор недооценивалось.

2. Впервые предпринят широкий обзор механизмов клонального и полуклонального размножения, наблюдающихся в таксономически удаленных группах животных. Проведено сравнение и выявлено глубокое сходство генетических последствий перехода к клонированию у самых разных животных и растений.

3. Выявлены общие свойства клональных форм, их отличия от обычных двуполых видов. Показано кардинальное отличие «случайного» (экспериментального) партеногенеза от естественного партеногенеза и от процессов клонирования, наблюдающихся в природных популяциях гиногенетических и андрогенетических видов.

4. Рассмотрены популяционные и эволюционные последствия перехода к размножению без рекомбинации, всегда изменяющего генотипический состав и генетический полиморфизм популяции и вида. Наряду с преимуществами клонирования рассмотрены его неизбежные издержки.

5. Показано, что двуполое размножение отнюдь не доказывает наличия полноценной рекомбинации. Рассмотрена роль гибридизации и полиплоидизации при гибридном видообразовании у однополых (партеногенетических, гиногенетических) и двуполых видов животных.

Теоретическое и практическое значение. Поставленные в работе вопросы, включая и не до конца решенные, имеют большое значение для преподавания биологических дисциплин. Они должны обсуждаться в ряду самых общих проблем эволюционной биологии, сетчатого видообразования, географического распространения гибридных, полиплоидных и других форм, располагающих ограниченной рекомбинацией, современных научных представлений о возникновении, дивергенции и старении таксонов.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены в 11 устных докладах и 1 стендовом сообщении на всероссийских (всесоюзных) совещаниях, сессиях, съездах и международных конференциях: VI совещание «Вид и его продуктивность в ареале» по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (Санкт-Петербург, 1993); Международный симпозиум «Diapause in Crustacea» (Санкт-Петербург, 1994); Международный симпозиум «31st European Marine Biology Symposium» (Санкт-Петербург, 1996); Отчетная научн. сессия по итогам работ 1996 года Зоологического института Российской Академии Наук (Санкт-Петербург); Межд. конф., посвященная 275-летию Российской Академии Наук (Санкт-Петербург, 1999); Отчетная научн. сессия по итогам работ 1999 года ЗИН РАН (Санкт-Петербург); Межд. конф., посвященной 100-летию со дня рождения академика А. В. Иванова, Санкт-Петербург, 2006); Симпозиум памяти Григория Андреевича Левицкого (1878–1942) (Санкт-Петербург, 2008); Съезд генетиков и селекционеров, посвященный 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина (Москва, 2009); V-й съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Москва, 2009); Межд. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология» (Санкт-Петербург, 2009); VI Конференция «Кариология, кариосистематика и молекулярная систематика растений» (Санкт-Петербург, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 31 работа, в том числе одна монография, которая включает полный текст диссертации, 12 статей в журналах, рекомендуемых ВАК для опубликования основных результатов докторских диссертаций, 10 работ в других изданиях и тезисы 8 докладов,

прочитанных автором на международных и отечественных конференциях, съездах и симпозиумах.

Структура и объем работы. Работа состоит из вводной части (раздел монографии «Предварительные замечания»), 4 глав, списка литературы и 5 страниц английского *Summary*. Список цитированной литературы включает 654 наименования, в том числе 151 на русском языке. Работа иллюстрирована 20 рисунками и 3 таблицами.

Основные положения, выносимые на защиту

1. В увеличении видового разнообразия многих групп животных — как насекомых и позвоночных (рыб, земноводных, ящериц), так и менее изученных в этом отношении морских беспозвоночных — значительную роль играли гибридизация, полиплоидия и другие сальтационные процессы. В работе впервые показаны масштабы этого явления, проанализированного на богатом и таксономически представительном материале (табл. 2, с. 20–21).

2. Репродуктивная изоляция не должна считаться неперенным условием симпатрического сосуществования близких видов. При сетчатом видообразовании изоляция хромосомных наборов, полученных от разных предков, заменяет репродуктивную изоляцию особей и обеспечивает сохранение гибридного состояния (в частности, перманентной гетерозиготности) даже у двуполых форм.

3. Остановка или строгое ограничение генетической рекомбинации (у партеногенетических, гиногенетических, андрогенетических, гибридогенетических рас и видов) вследствие резкого уменьшения аллельного разнообразия приводит к снижению эволюционных способностей.

4. Клональные виды нельзя строго противопоставить «обычным» (двуполым, рекомбинирующим видам), поскольку остановка рекомбинации может не распространяться на весь геном, а касаться только некоторых хромосом (даже небольших участков хромосомы). Остановка рекомбинации сопровождает эволюцию всех организмов, но не везде полностью останавливает популяционные процессы. Во многих случаях она защищает от изменений только небольшие, «наиболее обра-

ботанные» участки генома, дальнейшие изменения в которых вредны для выживания вида.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Хорошо изученные примеры клонирующихся форм

В первой главе на примере немногих хорошо изученных животных описаны последствия перехода двуполого вида к партеногенетическому размножению, полностью прекращающему генетическую рекомбинацию. Материалом для обсуждения изменений генотипического состава популяций послужили эфемерные популяции пресноводных рачков *Daphnia* и коловраток *Brachionus*, удобные для наблюдений в природе и лаборатории и, благодаря этому, хорошо изученные (Hebert & Ward, 1972, 1976; Potts & Fryer, 1979; Hebert *et al.*, 1985, 1989; Weider & Lampert, 1985; Carvalho, 1987; Carvalho & Crisp, 1987; Paris *et al.*, 1988; Alekseev & Lampert, 2001). Наиболее очевидным результатом конкуренции в период летнего партеногенетического размножения служит выживание немногих высоко гетерозиготных клонов (Young, 1979, p. 965, 1983; Мэйнард-Смит, 1981; Lynch & Deng, 1994; Deng & Lynch, 1996). Его можно считать неизбежным следствием остановки половой генетической рекомбинации. Подобная сезонная смена клонов отмечена Гомесом и его соавторами для популяций коловраток *Brachionus* (Gomez *et al.*, 1995). Все эти данные отражают изменения, происходящие в популяциях мелких, быстро размножающихся животных в течение одного года.

Примеры более длительного существования клональных линий, происходящих от двуполых популяций, обнаружены среди жуков семейства долгоносиков, Curculionidae (Suomalainen *et al.*, 1976; 1996). В этом семействе однополые (*unisexual* или *all-female*) формы могут принадлежать к видам, которые в других частях своего ареала представлены обычными двуполыми популяциями. Целый ряд видов Curculionidae — *Otiorhynchus scaber*, *O. nodosus* (syn. *dubius*), *O. chrysocomus*, *O. lepidopterus* (syn. *salicis*), *O. sulcatus*, *Polydrusus mollis*, *Liophloeus tessulatus* — представлен как партеногенетическими (обычно полиплоидными),

так и двупольными расами. Двупольные почти во всех случаях имеют очень ограниченный ареал в горах центральной и южной Европы, а партеногенетические распространены широко. Так, диплоидные двупольные популяции *Otiorhynchus scaber* живут в весьма ограниченной области, в восточных Альпах, зачастую вместе с полиплоидными партеногенетическими расами. Триплоидная раса занимает центральную Европу, вместе с ней во многих местах встречается и тетраплоидная, но она идет дальше на север, достигая в Скандинавии 64° северной широты (Suomalainen & Saura, 1973; Saura *et al.*, 1976). С помощью электрофореза белков изучен полиморфизм двуполой и многих сотен партеногенетических популяций этого вида. Каждая партеногенетическая популяция состоит из нескольких генотипически различных клонов. Например, в триплоидной популяции из Лунца (Lunz am See) в Австрии преобладают два клона, к которым принадлежит большинство особей, но в ней присутствуют еще три редких клона. В континентальной Европе и Скандинавии было обнаружено 75 тетраплоидных клонов.

Хотя обогащение клонального разнообразия в однополых популяциях может происходить за счет мутирования, все собранные данные показывают, что партеногенетические клоны не содержат аллелей, которые отсутствовали бы в двупольных, рекомбинирующих популяциях. Следовательно, предком большинства партеногенетических линий была двуполовая раса. Поскольку географическое распространение партеногенетических форм долгоносиков связывают с историей четвертичных оледенений Европы, возраст большинства из них оценивается в несколько тысяч лет (Suomalainen, 1969; Korotyaev, 1996).

Для позвоночных животных убедительные доказательства размножения без половой рекомбинации были представлены в середине минувшего века. Был описан *гиногенез* (подробнее об этом явлении см. ниже) у субтропической живородящей рыбки *Poecilia formosa* и серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Hubbs & Hubbs, 1932; Берг, 1947; Головинская и др., 1947). Позднее, благодаря работам И.С.Даревского и В.Н.Куликовой, Маслина, Кузельяра (Даревский, 1958; Darevsky & Kulikowa, 1961; Maslin, 1962, 1968, 1971; Cuellar, 1971; Cu-

ellar & Kluge, 1972), были найдены многочисленные случаи партеногенеза у рептилий, среди которых наиболее изученным объектом стали американские тропические ящерицы рода *Cnemidophorus* (Teiidae).

Таблица 1

Набор аллелей партеногенетической и двух обычных (предковых) рас амазонской ящерицы *Cnemidophorus lemniscatus* (По данным Sites, Peccinini-Seale, Moritz, Wright, & Brown, 1990)

	<i>S-Ala-a</i>	<i>Ada-A</i>	<i>Cat-1^a</i>	<i>Icdh-2^a</i>	<i>S-Me-A</i>	<i>Pep(1la)^f</i>	<i>Pep(1gg)^g</i>	<i>Pep(pat)</i>	<i>En-1</i>	<i>Icdh-A</i>	<i>Pgm-2</i>
<i>Раса «В»</i> ($2x=48$) (партеногенетическая)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	●
	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	●
<i>Раса «D»</i> ($2x=50$)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Раса «E»</i> ($2x=50$)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●

Примечание. Белыми кружками показаны аллели, присутствующие в гомозиготном состоянии у двуполой расы «D», черными — у двуполой расы «E». Видно, что партеногенетическая раса («В») в большинстве локусов несет гетерозиготное сочетание этих аллелей, следовательно, может интерпретироваться как гибрид.

Богатейший материал по полиморфизму белков, кариологической изменчивости, митохондриальной ДНК *Cnemidophorus lemniscatus* был собран Сайтесом, Вайасом и их соавторами (Sites *et al.*, 1990; Vyas *et al.*, 1990). В северной Бразилии вид представлен партеногенетическими и двуполоыми популяциями (Vanzolini, 1970; Peccinini, 1971; Hoogmoed, 1973; Serena, 1984, 1985). И те, и другие принадлежат к нескольким кариоморфам, которые отличаются либо по числу хромосом, либо по их морфологии. Двуполые популяции включают две расы, обозначенные как *D* и *E*. Обе имеют диплоидное число хромосом ($2x=50$), но различаются по их строению (перицентрическая инверсия в самой крупной хромосомной паре; Peccinini-Seale & Frota-Pessoa, 1974). В амазонских партеногенетических популяциях обнаружены три хромосомные расы, обозначенные как *A*, *B* и *C*. Все они диплоидны: расы *A* и *B* имеют $2x=48$, раса *C* — $2x=50$ хромосом. Кроме того расы *A* и *B* различаются по числу гетероморфных хромосомных пар и гетерозиготны по той же перицентрической инверсии, которая позволяет различать двупо-

лые расы *D* и *E*. Севернее, в Суринаме, *C. lemniscatus* представлен партеногенетическими триплоидами и двуполыми диплоидами (Serena, 1984, 1985).

Амазонские партеногенетические расы гетерозиготны по большинству локусов (8 из 11, табл. 1), в которых двуполые расы *D* и *E* фиксированы по разным аллелям (Sites *et al.*, 1990). Это означает, что в гомологичных хромосомах партеногенетических ящериц каждый из восьми обсуждаемых генов представлен двумя разными аллелями (табл. 1, раса *B*), в то время как у двуполых рас обе копии каждого из этих генов представлены одной аллелью. Причем аллели, которые несут двуполые расы, таковы, что высоко гетерозиготное состояние, свойственное расе *B*, может быть получено при гибридизации *D* и *E*.

Итак, тропические ящерицы рода *Cnemidophorus* подобно европейским жукам-долгоносикам представляют собой группу таксономически близких форм, включающую как однополые, партеногенетические, так и двуполые формы. В отличие от долгоносиков, у ящериц каждая выделенная исследователями раса имеет собственный ареал, не накладывающийся на ареал других родственных линий, но клональное разнообразие здесь гораздо меньше. Партеногенетические формы *Cnemidophorus*, по-видимому, следует считать примером необратимой остановки рекомбинации. Судьба таких нерекombирующих клональных видов или рас предрешена их свойствами — прежде всего, крайне низким генетическим полиморфизмом и неспособностью создавать новые сочетания признаков.

В конце первой главы помещен краткий резюмирующий раздел «Общие свойства клональных форм, их отличие от обычных двуполых видов». В нем на более богатом наборе видов, чем обсуждены были выше, сделана попытка оценить древность ныне существующих клональных видов и их эволюционные возможности. При этом констатируется, что генотипическое разнообразие, безусловно, зависит от способа размножения. При половом размножении, сопровождающемся полноценной генетической рекомбинацией, популяции и виды полиморфны; каждая особь обладает индивидуальным сочетанием признаков. Переход же к партеногенезу или иному размножению без рекомбина-

ции неизбежно пресекает появление новых сочетаний генов и связанных с ними признаков. С течением времени число клонов и набор аллелей неизбежно сокращается, сохраняются только самые жизнеспособные или быстрее других размножающиеся клоны. Полиморфная популяция превращается в смесь немногих клонов, в предельном случае — в один наиболее приспособленный к локальным условиям клон. Полиморфизм такой популяции мал, а уровень гетерозиготности обычно высок (Young, 1979; Suomalainen & Saura, 1973; Saura *et al.*, 1976; Суомалайнен *et al.*, 1977; Даревский, 1986; Suomalainen *et al.*, 1987; Sites *et al.*, 1990). В силу своей строгой дискретности клональные формы проявляют некоторые свойства видов. Каждая из них морфологически однородна внутри себя и репродуктивно изолирована от остальных. Многие годы или тысячелетия они сохраняют свой ареал, пока неизменна среда обитания. Главное же их отличие от полиморфных, майровских биологических видов (Майр, 1947, 1968, 1974; Mayr, 1988; Mayr & Ashlock, 1991) состоит в том, что они константны и, как следствие, не способны к длительному существованию.

Глава 2. Девственное развитие в природе и лаборатории

В этой главе рассмотрены примеры так называемого «случайного» или «нерегулярного» партеногенеза (*accidental or occasional parthenogenesis*), а также механизмы восстановления диплоидности при экспериментальном партеногенезе. В разделах «Мейоз у обычных двуполох видов» и «Мейоз при партеногенезе» со ссылками на богатую литературу (White, 1964, 1973, 1980; Кикнадзе и Высоцкая, 1975; Семенов, 1975; Васецкий, 1977; Кирпичников, 1987 и пр.) рассмотрено течение мейоза при формировании женских гамет у обычных и у партеногенетических видов. При «случайном» партеногенезе у обычного двуполого вида неоплодотворенное яйцо проходит нормальный мейоз, включающий кроссинговер и редукцию, и дает начало гаплоидному, слабому зародышу. Иногда продукты ненарушенного мейоза (материнское ядро яйцеклетки и направительные тельца, происходящие от первого или второго деления мейоза), объединяясь, восстанавли-

вают диплоидность. Но последствия этой аварийной реставрации ядра подобны самооплодотворению, снижают жизнеспособность или летальны.

В оогенезе организмов, размножающихся в природе партеногенезом, редукционное деление нарушено, и молодь имеет тот же генотип, что и материнская особь. Потомство диплоидных самок остается диплоидным, полиплоидных — сохраняет полиплоидное число хромосом. Кроссинговер у естественных партеногенетиков также устранен. Если же рудименты мейоза показывают себя не только в цитологических картинах, но и в виде пусть весьма ослабленной рекомбинации, клонирование бесперспективно. Клоны нестабильны, они изменяются, и их конкуренция не ведет к сохранению наиболее жизнеспособных сочетаний аллелей.

Глава 3. Естественные клонирующиеся расы и виды

В третьей главе, в разделе «Механизмы остановки рекомбинации, наблюдающиеся у естественных клонирующихся форм», рассмотрено разнообразие способов размножения, которые по своим генетическим последствиям близки к партеногенезу. В конце главы кратко разобраны пагубные последствия, которые переход к клонированию имеет для эволюционных способностей популяций и видов, и отмечены немногие слабые стороны, которые двуполый рекомбинирующий вид показывает в конкуренции с клоном.

Партеногенез

При партеногенезе молодые организмы развиваются из женских гамет — яиц, но без участия спермиев. Популяция состоит только из самок, самцов нет, нет и оплодотворения, поэтому для успешного развития в яйце должен сохраниться полный (не редуцированный) набор хромосом, свойственный соматическим клеткам: диплоидный или полиплоидный. Развивающееся из неоплодотворенных яиц потомство наследует гены единственного родителя — матери.

Многочисленные примеры партеногенетических диплоидных и полиплоидных линий и видов (см. табл. 2, с. 20–21) описаны среди ракообразных, насекомых и ящериц. По своим генетическим последствиям к партеногенезу примыкают другие вторичные видоизменения полового размножения: *гиногенез*, *гибридогенез* и *андрогенез*.

Гиногенез

Гиногенез представляет собой развитие неоплодотворенного яйца, происходящее после стимуляции его спермием. Осеменение необходимо, но после слияния гамет ядро спермия не преобразуется в мужской пронуклеус и вскоре элиминируется. Развитие зародыша протекает под контролем только материнской наследственности и приводит к появлению одних только самок.

Наиболее известный пример гиногенеза — размножение серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Головинская и др., 1947, 1965; Черфас, 1987; Zhou *et al.*, 2000; Васильева и Васильев, 2000; Murakami *et al.*, 2001; Брыков и др., 2005). Гиногенез отмечен также у диплоидных и триплоидных рас мелких живородящих тропических рыбок, относящихся к родам *Poecilia* и *Poeciliopsis* (сем. Poeciliidae) у триплоидных и тетраплоидных щиповок — *Cobitis* (Cobitidae), у преимущественно диплоидного гибридного вида рыб *Menidia clark-hubbsi* (Atherinidae), у триплоидной формы плотвы — *Rutilus* (Cyprinidae). Он известен у хвостатых земноводных — гибридных триплоидных рас *Ambystoma* (Ambystomatidae), у триплоидной расы жука-притворяшки (*Ptinus*), зависимой в своем размножении от самцов диплоидного вида *Ptinus clavipes* (Ptinidae) и у пресноводной планарии *Dugesia gonocephala*.

Гибридогенез

Гибридогенез отличается от гиногенеза тем, что потомство развивается из оплодотворенных яиц. Аллели отца, вносимые спермием, считываются и проявляются фенотипически. Потомство во многих случаях также состоит только из самок, но они являются подлинными «соматическими гибридами», так как их соматические клетки несут хромосомы обоих родителей. Тем не менее, при половом созревании гибридных особей на началь-

ных стадиях оогенеза отцовские хромосомы элиминируются, и в созревающем яйце сохраняются только материнские хромосомы. Таким образом, в каждом поколении один гаплоидный набор (вносимый самцом) должен быть вновь заимствован. На этом основании Л. Я. Боркин и И. С. Даревский вполне оправданно предложили именовать такую форму размножения «кредитогенезом».

Явление гибридогенеза детально изучено на материале однополых популяций живородящих рыбок рода *Poeciliopsis* (Schultz, 1961, 1969, 1973, 1977; Vrijenhoek, 1972; Angus & Schultz, 1979). Убедительные доказательства гибридогенетического размножения имеются в отношении европейской так называемой «съедобной лягушки» *Rana esculenta*. Этот вид оказался перманентным гибридом *R. lessonae* и *R. ridibunda* (Berger, 1967, 1968; Бергер, 1976; Uzzell *et al.*, 1975, 1977, 1980; Лада, 1995; Lada *et al.*, 1995; Vinogradov *et al.*, 1990, 1991).

Андрогенез

Андрогенез представляет собой зеркальное отражение партеногенеза. Как и при обычном половом размножении, андрогенетическое потомство развивается из яйца, но новому поколению передаются только аллели, внесенные спермием. Хромосомы, содержащиеся в ядре яйцеклетки, полностью утрачиваются.

Наиболее изученный пример естественного андрогенеза описан у пресноводных двустворчатых моллюсков рода *Corbicula* (Mollusca, Bivalvia, Corbiculidae). Показано, что гермафродитные особи диплоидных и триплоидных рас *C. leana* производят сперматозоиды с нередуцированным — диплоидным и триплоидным набором хромосом. Развивающийся эмбрион содержит только хромосомы, внесенные сперматозоидом, в то время как продукты мейотических делений ядер яйцеклетки смещаются к ее поверхности и выталкиваются наружу (Okamoto & Arimoto, 1986; Komaru *et al.*, 1997, 1998; Komaru & Konishi, 1999).

Полиплоидия

Партеногенез и гиногенез делают возможным у животных размножение появившейся полиплоидной особи и поддержание полиплоидного клона. Хотя некоторые полиплоидные формы — *автополиплоиды*, мнение о гибридном происхождении большинства полиплоидов до сих пор превалирует (Kawamura & Nishioka, 1983; Whitham *et al.*, 1991; Arnold, 1992, 1994; Soltis & Soltis, 1993; Kobel *et al.*, 1996). С другой стороны, Симон сообщает, что большинство однополо-женских видов позвоночных и беспозвоночных животных, которые имеют гибридное происхождение, — полиплоиды (Simon *et al.*, 2003). Согласно вычислениям Эвайса и его коллег, среди однополых видов позвоночных доля полиплоидов достигает 64% (Avisé *et al.*, 1992; см. также Веґак & Kobashi, 2004; Боркин и др., 2004).

При размножении партеногенетических, гиногенетических и даже кредитогенетических видов имеет место явное ограничение генетической рекомбинации. Набор локусов и аллелей, унаследованных от каждого родительского вида, передается, не смешиваясь с другим, как изолированная совокупность генов. Это верно и для диплоидных (гибридогенетические рыбы, лягушки), и для полиплоидных (триплоидные особи *Rana esculenta*), и для двуполых тетраплоидных форм (шпорцевые лягушки *Xenopus*). Наконец, даже исправно рекомбинирующие четные автополиплоиды при любых популяционных сдвигах (изменении частот генов, замене аллелей) трансформируются во много раз медленнее, чем диплоиды. Расщепление у полиплоидов идет очень вяло, проявление в гомозиготном состоянии редких рецессивных аллелей становится гораздо менее вероятным (Лобашев, 1967, с. 356; Инге-Вечтомов, 1989, с. 359).

Чтобы быстро и эффективно создавать новые сочетания признаков (особенно при использовании гомозиготных рецессивных аллелей), необходимо разрушить прежние гетерозиготные сочетания, т.е. в ходе мейотических делений спуститься на гаплоидный уровень. Если так, то мы вправе

считать полиплоидию одним из способов консервации генотипа, позволяющих сохранить случайно возникшее выгодное сочетание признаков в неизменном виде или в очень медленно меняющемся состоянии.

Другие механизмы ограничения и остановки рекомбинации

Помимо названных выше, в книге кратко рассмотрены еще некоторые цитогенетические приспособления, которые ограничивают или в сочетании друг с другом полностью прекращают рекомбинацию. Среди них транслокации, приводящие к перманентной гетерозиготности, сокращение числа хромосом (вплоть до слияния всего гаплоидного набора в одну крупную хромосому), блокировка или «локализация» кроссинговера, допускающая обмены только в немногих участках хромосом. Обзор всех этих средства нарушения рекомбинации далеко не полон и преследует простую цель — показать насколько разнообразны бывают механизмы, используемые популяциями для закрепления самых удачных сочетаний генов. Особенно трудно обнаружить в природе те механизмы, которые не ведут к полной генетической идентичности потомства.

Распределение полиплоидов и других клонирующихся форм по ветвям филогенетического древа животных и растений

Виды и расы, размножающиеся в природе без генетической рекомбинации, встречаются в самых разных группах, но получить верное представление об их распределении по филогенетическим ветвям животного и растительного царства нелегко. Отсутствие самцов служит наиболее доступным, но совсем не надежным признаком партеногенеза: пчелы, тли и дафнии представлены в полевых сборах почти исключительно самками, однако это не доказывает, что в природных популяциях не идет рекомбинация. Еще труднее обнаружить гиногенетические виды. Их самки спариваются с самцами. В случае гибридогенеза картина осложнена еще больше,

потомство демонстрирует наследование как материнских, так и отцовских признаков, хотя не передает отцовские гены следующему поколению.

Лишь один признак, свидетельствующий о весьма вероятной остановке рекомбинации, — переход в полиплоидное состояние — может быть замечен сравнительно легко. Поэтому полиплоидия изучена довольно хорошо. Благодаря ей мы можем получить не очень надежный, зато обильный материал по географическому распространению клональных видов и внутривидовых форм. Согласно оценкам разных авторов, резюмированным Грантом (1984), среди господствующих в наземной флоре, цветковых растений, доля полиплоидов составляет от 30–35% до 52%. По более поздним оценкам, полиплоиды составляют 70 или 80% всех цветковых растений (King, 1993; Soltis & Soltis, 1993; Kondrashov, 1997).

Животные с их более мелкими и труднее наблюдаемыми хромосомами исследованы гораздо слабее. О существовании диплоидных клональных видов или рас известно лишь по немногим примерам. Зато полиплоидных партеногенетиков и полиплоидов, использующих другие механизмы остановки рекомбинации, можно найти не только среди беспозвоночных, но и среди позвоночных — от простейших до рептилий и млекопитающих (табл. 2, с. 20–21). Только среди птиц не обнаружены полиплоидные расы и виды, хотя стерильные полиплоидные особи встречаются.

Доля полиплоидов в животном царстве несомненно меньше. Растения легко обращаются к примитивным средствам клонирования, включая полиплоидию, а высшие животные — нет. Численность особей в популяциях крупных животных меньше. Поэтому ценность особи — носителя индивидуального набора аллелей — выше. Если значительная часть особей обратится в генетических близнецов, многие редкие аллели будут утрачены.

География полиплоидов

Содержательные обзоры фактического материала и гипотез, выдвинутых для объяснения ареалов растений-полиплоидов, опубликованы Стеббинсом (Stebbins, 1947, 1950, 1980), Густафссоном (Gustafsson, 1948), Лёве (Löve & Löve, 1949, 1957), Мэнтоном (Manton, 1950), Л. П. Бреславец (1963), Джонсоном с соавторами (Johnson *et al.*, 1965), Эрендорфером (Ehrendorfer, 1965, 1980), Ханельтом (Hanelt, 1966), А. П. Соколовской (1982) и Грантом (1984).

В те же годы появлялись статьи о географическом распространении полиплоидных форм и видов животных. Они касались обсуждавшихся выше жуков-долгоносиков (Suomalainen, 1940, 1948), кузнечиков рода *Saga* (Orthoptera, Tettigoniidae; Goldschmidt, 1946), ракообразных рода *Pontoporeia* (Amphipoda, Haustoriidae; Salemaa & Heino, 1990) и других беспозвоночных. Появились и новые методы. С помощью фотометрического изучения плоидности на *Daphnia pulex* были получены интересные данные о преобладании диплоидов в умеренных широтах, а тетраплоидов — в высоких широтах Арктики (Beaton & Hebert, 1988).

Однако уже в 1944 г. Кэйн сформулировал правило, позволяющее объединить обсуждавшиеся в литературе аргументированные гипотезы. По его мнению «в растительных сообществах, сочетающих диплоидные и полиплоидные виды, полиплоиды стремятся к преобладанию в районах, которые недавно подверглись значительным климатическим или иным изменениям среды» (Cain, 1944, p. 431).

Как любой биогеографический анализ, проводимый на достаточно богатом материале, география полиплоидов позволяет перейти от плоского пространственного описания к изучению истории, дает возможность увидеть развитие таксона (см. работу Б. А. Коротяева об использовании ареа-

лов двуполых и партеногенетических форм жуков-долгоносиков для реконструкции путей расселения и источников обогащения фауны; Kogotyaev, 1996).

Эволюционный потенциал «хорошего» вида в сравнении с «удачным» клоном

«Эволюционный потенциал организма зависит от того, сколь большое разнообразие комбинаций генов он способен производить» (Dobzhansky, 1951, p. 259). Как было показано в предыдущих разделах, устранение процессов рекомбинации, ответственных за создание новых сочетаний генов, наблюдается во многих группах организмов. Чаще это наблюдается в регионах, претерпевших резкие изменения климата, у видов, которые смогли быстро приспособиться к новым условиям. Как любое экстренное решение острой проблемы остановка рекомбинации влечет за собой катастрофические последствия. Полиморфный вид, способный к адаптации, обладающий единым генофондом, отзывчивый на умеренное давление отбора, превращается в набор изолированных, не способных к изменению генотипа, конкурирующих и вытесняющих друг друга клонов.

Приспособление двуполого вида, напротив, происходит путем постоянной переработки богатых, полиморфных популяций, генотипически не однородных по морфологическим, биохимическим и другим признакам. Вероятно, она требует гораздо большего времени и не всегда поспевает за изменениями среды. Только по окончании ландшафтно-географических переворотов, когда физические условия стабилизируются, клональные виды постепенно вытесняются «обычными» двуполыми видами. Доля клональных видов в устоявшихся сообществах постепенно снижается.

ПРИМЕРЫ КЛОНАЛЬНЫХ И ПОЛИПЛОДНЫХ ВИДОВ И РАС В РАЗНЫХ ГРУППАХ ЖИВОТНЫХ

- Turbellaria,**
 Tricladida — 2x, 3x, гиногенез и соматическое клонирование (Dahm, 1958; Pala *et al.*, 1982); партеногенез (Pongratz *et al.*, 1998)
Dendrocoelum — автополиплоидия; *D. infernale* — 4x=32 (Äppli, 1952; Benazzi, 1949, 1957)
- Rotifera,**
 Bdelloida — облигатный партеногенез у всех представителей (Pagani *et al.*, 1991, 1993; Марквич, 1993; Mark-Welch & Meselson, 1998)
- Nemertes (=Nemertea),**
 Hoplonemertea: *Carcinonemertes* — партеногенез (Roe, 1986)
- Oligochaeta, Naidomorpha,**
 Tubificidae: *Tubifex tubifex* — партеногенез (Paoletti, 1989)
 Eurytracidae: *Lumbricillus* — гиногенез, полиплоидия (Christiansen & O'Connor, 1958; Coates, 1995)
Lumbricidae — 2x, 3x, 16x, партеногенез (Mulda, 1952; Omodeo, 1952)
- Mollusca,**
 Gastropoda:
 Planorbidae: *Bulinus* — 2x, 4x, 8x (Goldman *et al.*, 1983, 1984), автополиплоиды *Bulinus truncatus-tropicus* — 2x=36, 4x=72, 6x=108, 8x (144 хромосомы), многочисленные «биотипы» с локусами, фиксированными в гетерозиготном состоянии (Brown & Wright, 1972; Patterson & Burch, 1978)
 Benedictidae: *Benedictia* — 2x, 3x, 4x, партеногенез (Побережный *et al.*, 1988; Ситникова *et al.*, 1991)
 Thiaridae: *Thiara* (= *Melanoidea*) *tuberculatus*, *M. lineatus* — партеногенез (Jacob, 1957)
- Bivalvia,**
 Corbiculidae: *Corbicula* — 2x, 3x, амеитический андрогенез в пресноводных популяциях (Okamoto & Arimoto, 1986; Komaru *et al.*, 1997; Komaru & Komishi, 1999)¹
 Erycinacea: *Lasaea* — 2x(?) и 3x, 3x, 6x (Crisp *et al.*, 1983; Crisp & Standen, 1988; Thiriot-Quievreux *et al.*, 1988, 1989), у вынашивающих молодъ гермафродитных форм показана псевдогамия, т. е. гиногенез, протекающий с использованием собственных спермиев (O'Foighil & Thiriot-Quievreux, 1991)
- Echinodermata, Asteroidea,**
 Ophiidiasteridae: *Ophiidiaster granifer* — партеногенез (Yamaguchi & Lucas, 1984)
- Crustacea,**
 Daphniiformes,
 Daphniidae: *Daphnia* — 2x, 4x, типичен циклический партеногенез, но в тетраплоидных популяциях самцы неизвестны (Beaton & Hebert, 1988); *Daphnia pulex* — 6x (Горков, 1991, в обсуждении, без ссылки на источник)
- Branchiopoda,**
 Artemiidae: *Artemia* — 2x, 4x, 6x, 16x облигатный партеногенез в полиплоидных популяциях (Митрофанов и др., 1982; Browne, 1992)
- Notostraca,**
 Triopsidae: *Triops cancriformis* — весьма обычные однополо-женские партеногенетические популяции, уровень плоидности неизвестен (Zaffagnini & Trentini, 1980)
- Anostraca,**
 Branchinectidae: *Branchinecta* — 4x (12 хромосом) и *Streptocephalus torvicornis* — 6x (18 хромосом; Астауров, 1969)²
 Chirocephalidae: *Chirocephala* — 4x (12 хромосом; Астауров, 1969)³
- Amphipoda,**
 Hyastoridae: *Pontoporeia* — полиплоидия (Salemaa, 1984; Salemaa & Heino, 1990)
 Corophiidae: некоторые виды *Corophium* и *Ischyrocerus* представлены только однополо-женскими популяциями (Гурьянова, 1951)
- Isopoda,**
 Trichoniscidae: *Trichoniscus eitzabessae* — 2x, 3x, облигатный партеногенез в триплоидных популяциях (Vandel, 1934, 1940); *Trichoniscus pusillus pusillus* — 2x, 3x, многократное возникновение триплоидных клонов (Theisen *et al.*, 1995)
- Myriapoda,**
 Diplopoda,
 Blaniulidae: *Nemesoma varicornis* и другие представители 9 родов — партеногенетические виды и внутривидовые расы (Enghoff, 1976, 1994)
- Chilopoda,**
 Heakopidae: *Lamptes coeculus* — партеногенез (Enghoff, 1975)
- Tardigrada: Macrobiotus pseudohufelandi** — 2x, 3x, 4x (Bertolani *et al.*, 1988)

Arachnida,

Scorpiones: *Pityus serrulatus*, *T. colombianus* — партеногенетические расы и виды (Matthiesen, 1962; Lourenço, 1991; Lourenço & Cuellar, 1994); *Liocheilus australis* — обитатель партеногенеза (Makiola & Koike, 1984)

Acari,

Laelapidae: *Goelelaps ovellipicus* — облигатный партеногенез (Evans & Oliver, 1989)

Insecta: полиплоидия и облигатный партеногенез (у диплоидных и полиплоидных форм) во многих отрядах (Lokki & Saura, 1980):

Blattoidea,

Blattidae: *Pyrenococcus surinamensis* — 2x, 3x, облигатный партеногенез (Parker et al., 1977)

Diptera,

Chamaemyiidae, Chironomidae, Simuliidae и др. семейств (Stalder, 1956 a, 1956 b; Suomalainen, et al., 1976)

Coleoptera — облигатный партеногенез в 3 семействах (Suomalainen, et al., 1976)

Curculionidae — полиплоидия, 2x, 3x, 4x, 5x, 6x и облигатный партеногенез (Suomalainen, 1940 a, 1948; ; Saura et al., 1993; Коротких, 2000)

Hymenoptera (Suomalainen, et al., 1976)

Orthoptera (White et al., 1977; White, 1980; Denis et al., 1981; White et Contreras, 1981, 1982)

Homoptera,

Psyllidae — 3x (Nikkala et al., 2008)

Phasmatodea,

Bacillidae — 2x, 3x (Ballini, 1994)

Lepidoptera — 2x, 4x (Suomalainen et al., 1976)

Dermaptera — полиплоидия (Baker, 1947)

Psocoptera — облигатный партеногенез у 28 видов и внутривидовых форм из 13 семейств (Mockford, 1971)

Рассеяно в высших насекомых встречается гинеогенез:

Coleoptera,

Ritidae: *Ritius* — триплоидная однополо-женский раса (использующая самцов диплоидной формы *Ritius clavipes*; Sanderton, 1960)

Pisces: полиплоидия среди осетровых (Acipenseridae), лососевых (Salmonidae), карповых (Cyprinidae) и др.⁴

Cobitidae — 2x, 3x, 4x; гинеогенетические формы полиплоидии (Sofradžija & Berberović, 1978; Васильев, 1985; Васильев и др., 1993; Vasil'ev et al., 1989; Карпичников, 1987; Васильева, 1999; Митакани et al., 2001; Лебедева, 2007)

Cyprinidae — 2x, 3x, 4x и Poeciliidae — 2x, 3x; незначительная полиплоидия в нескольких подсемействах и родах; полиплоидные ряды из внутривидовых форм; размножение путем гинеогенеза и гибридогенеза («кредитогенеза») (Васильев, 1985; Collares-Pereira, 1985; Карпичников, 1987; Барателли, 1987; Alves et al., 1999; Seehausen, 2004)

Atherinidae — 2x, 3x, преимущественно диплоидный однополо-женский вид *Mendia clarkhabbei*, возникший в результате гибридизации двух симпатрических двуполовых видов *M. borghini* и *M. penhousia* (Echelle & Mosier, 1981, 1982; Echelle et al., 1983).

Gonostomatidae: *Gonostoma bathyphilum* — перманентная гетерозиготность по транслокациям (Post, 1974; Карпичников, 1987)

Amphibia — 2x, 3x, 4x, 8x, 12x (Боркин и Даревский, 1980; Kobel, Lomont and Tinsley, 1996)

Urodela,

Ambystomatidae в роде *Ambystoma* — 2x, 3x, 5x, партеногенетические и гинеогенетические формы (Uzzell, 1963, 1970; Uzzell & Goldblatt, 1967; Macgregor & Uzzell, 1964; Downs, 1978); триплоиды описаны как самостоятельные виды

Salamandridae: *Triturus* — гибридогенез (Fuhn et al., 1975)

Anura — 2x, 3x, 4x; диплоидные и триплоидные гинеогенетические формы, описанные в качестве самостоятельных видов; триплоидные и тетраплоидные двуполовые виды в 5 или 6 семействах (Даревский, 1986)

Ceratophryidae — 2x, 4x, (78x) (Bosak et al., 1966, 1967 a, 1967 b); *Odontophrynus celsipicus* — 2x (22 хромосомы); *Odontophrynus americanus* — 4x (44 хромосомы); *Ceratophryx dorsalis* — 8x (104 хромосомы)

Pipidae: *Xenopus* — 2x (20 хромосом), 4x (36 и 40 хромосом), 8x (72 хромосомы), 12x (108 хромосом); полиплоидные двуполовые популяции в видах (Kobel, Lomont and Tinsley, 1996)

Bufo: *Bufo* — 3x и 4x; полиплоидные двуполовые виды (Borkin et al., 1986; Stock et al., 1999, 2001; Боркин и др., 2004)

Reptilia, Sauria — 2x, 3x; партеногенетические однополовые формы в 4 семействах, обычно интерпретируются как самостоятельные виды (Darevsky, 1992; Darevsky & Kupriyukova, 1993; Ryabinina et al., 1999; Даревский и Дашавая, 2001).

Примечание. В таблицу не включены многочисленные группы одноклеточных организмов, где клонирование путем деления соматических клеток общеизвестно, а полиплоидия весьма обычна. Исключены также кишечнополостные (Cnidaria), мшанки (Bryozoa) и даже оболочники (Tunicata), крайне склонные к почкованию. Главное внимание уделено «высшим» животным, сохранившим размножение с помощью гамет, но лишившимся полноценной рекомбинации.

Преимущества клонирования и неизбежные издержки двулолого размножения

Переход к клонированию проявляется в снижении полиморфизма, а через него — в утрате пластичности, подвижности генотипического состава популяций. В некоторых условиях именно утрата возможности к изменениям, приводящая к долгому и устойчивому клонированию, обеспечивает конкурентные преимущества клональных форм (отдельных популяций, рас, подвидов, видов); в других условиях — когда необходима способность меняться — сохраняется двулолое размножение.

Согласно основным положениям синтетической теории эволюции, двулолый вид для сохранения эволюционных возможностей должен в каждом поколении в составе генетического груза (наряду со сбалансированными летальными и пр.) нести вредные в современных условиях рецессивные аллели, которые благодаря низкой частоте сохраняются в популяции почти исключительно в гетерозиготном состоянии и потому не вымываются отбором. Они составляют *мобилизационный резерв наследственной изменчивости* (Шмальгаузен, 1939; Гершензон, 1941, 1983). При этом сохранить значительный генетический полиморфизм способны только большие (и вследствие этого инертные) рекомбинирующие популяции. В их составе всегда присутствуют особи-носители устаревших, несовременных генов. Поэтому двулолые популяции менее приспособлены, чем клональные, которые целиком состоят из «элитных», наиболее приспособленных особей.

Глава 4. Ограничение рекомбинации при двулолом размножении

В четвертой, последней главе, рассматривается ряд явлений, сопровождающих гибридное видообразование.

Гибридизация как путь к обособлению таксона

Многочисленные случаи сальтационного, «сетчатого видообразования» (reticulate speciation; Baker, 1959; Grant, 1971, 1981; Цвелев, 1975; Боркин и Даревский, 1980; Гребельный, 2006, 2009) подтверждены современ-

ными, в том числе, молекулярно-генетическими методами. Это заставляет обсудить, какие эволюционные последствия имеет объединение в одном видовом геноме хромосомных наборов, полученных от разных предков, и какие ограничения гибридное происхождение накладывает на дальнейшее развитие вида.

Гибридизация и изоляция

В этом разделе на основании анализа ареалов и механизмов изоляции гибридогенетических (кредитогенетических) видов от их двуполых предков сделан вывод о том, что для самостоятельности видов важна изоляция их геномов, а не изоляция особей и популяций, как полагали раньше. В этом случае в спаривании участвуют особи принадлежащие к двум, действительно самостоятельным, видам, но слияния видовых геномов не происходит, благодаря необычному протеканию мейоза.

Преимущества гибридного кариотипа

Объединение двух разнородных хромосомных наборов в одном клеточном ядре не означает мгновенного и совершенного слияния их в единый хромосомный набор. Доказательством тому служит амфигаплоидный кариотип тетраплоидного тутового шелкопряда (Астауров, 1971) и гибрида капусты с редькой (Карпеченко, 1927). В мейозе тетраплоидной рафанобрассики нет *свободной сегрегации*. К полюсам веретена отходит всегда по одному целому гаплоидному набору от каждого предкового вида. Потомок не может унаследовать обе копии гена от капусты или обе от редьки. Возникшее при гибридизации видов гетерозиготное сочетание аллелей не разрушается расщеплением. Аллели обоих предков стойко передаются в ряду поколений, сохраняя гибридную конституцию.

Объединение и обеднение генетического полиморфизма при сетчатом видообразовании

В скрещивании всегда участвуют немногие особи, несущие лишь небольшую часть генофонда предковых видов. Гибридизация позволяет ис-

пользовать гены, возникшие в разнородных линиях, но не может обогатить суммарный запас аллелей, поскольку большую его часть составляют редкие аллели.

Неселективная утеря генетического полиморфизма в двуполом и в клональных популяциях

Здесь кратко обсуждена роль генетико-автоматических процессов в сокращении полиморфизма клональных популяций. На основе классических представлений, построенных при изучении панмиктических популяций (Ромашов, 1931; Дубинин, 1931; Wright, 1931; Кайданов, 1996), в этом разделе показано, что «емкость», т.е. число аллелей, которое может сохранить популяция, у клональных форм во много раз меньше, чем у панмиктических.

Таксономическое положение гибридных видов

Обсуждены трудности, встречаемые при решении важного для систематики вопроса о том, куда следует отнести вид, по всем имеющимся данным происходящий от скрещивания представителей разных родов. Отмечено, что строгого решения этот вопрос не имеет, и в таксономической практике до сих пор приходится руководствоваться традицией или поверхностным морфологическим сходством.

Сохранение эволюционных способностей при сетчатом видообразовании

В этом разделе подняты самые трудные, не получившие к настоящему времени удовлетворительного решения вопросы. С одной стороны, роль гибридогенной сетчатой эволюции в появлении партеногенетических видов и других нерекombинирующих форм не вызывает сомнений. С другой — их недолговечность в масштабе геологического времени, неоднократно обсуждавшаяся в литературе (см., например, Suomalainen *et al.*, 1976, 1987; Moritz, 1991; Korotyaev, 1996 и мн. др.), заставляет задуматься о том, следует ли сетчатое видообразование считать явлением, могущим иметь отдаленные, в том числе прогрессивные эволюционные последствия, или речь

идет только о появлении многочисленных короткоживущих мелких таксонов, которые благодаря своему гибриднему происхождению смогли воспользоваться генами разных видов, но к полноценной эволюции не способны. Здесь в специальном разделе обсуждается, совместимо ли ограничение рекомбинации с двуполом размножением, и на этот вопрос дан утвердительный ответ.

Полиплоидные африканские шпорцевые лягушки *Xenopus*

Род *Xenopus* (Pipidae) включает 17 видов образующих отчетливый полиплоидный ряд; уровень пloidности в нем меняется от $2x$ до $12x$. Особенности кариотипов и мейоза у межвидовых гибридов хорошо согласуются со схемой возникновения гибридных тетраплоидных форм позвоночных животных, которая была предложена Л.Я. Боркиным и И.С. Даревским на основании изучения филетических связей партеногенетических ящериц и земноводных (Боркин и Даревский, 1980; Dawley, 1989; Darevsky, 1992). Основные этапы этой схемы были воспроизведены в лаборатории Кобзла путем скрещивания близких видов шпорцевых лягушек (Kobel & Müller, 1977; Kobel *et al.*, 1996). В целом работы современных авторов на новом материале повторяют обсуждавшиеся выше классические опыты Г.Д. Карпеченко и Б.П. Астаурова по превращению амфигаплоида в амфидиплоид, позволившие устранить стерильность гибридов и восстановить половое размножение.

Тетраплоидные южноамериканские грызуны Octodontidae

Поиски полиплоидов среди млекопитающих долгое время были безуспешны, хотя широко варьирующие хромосомные числа иногда приводили к ошибочным толкованиям (Sachs, 1952; Darlington, 1953; Matthey, 1952, 1953). В недавнее время были найдены два аберрантных вида грызунов, *Tympanoctomys barrerae* и *Pipanacoctomys aureus* (Rodentia, Hystriognathi, Octodontidae), которые, по-видимому, действительно могут быть названы полиплоидами (Gallardo *et al.*, 1999, 2004). Из 13 видов семейства Octodon-

tidae большая часть имеет в соматических клетках от 54 до 58 хромосом, 1 вид 78 хромосом и, наконец, 2 вида резко выделяются по этому признаку. *Tympanoctomys barrerae* имеет самое большое среди млекопитающих число хромосом в соматическом наборе — 102, а *Pipanacoctomys aureus* — 92 хромосомы. По содержанию ДНК в клетках они также вдвое превосходят ближайшие виды (Gallardo *et al.*, 2003, 2004). Все, что известно к настоящему времени о течении мейоза (наличие четырех, а не двух хромосом-гомологов, отсутствие поливалентов, обнаружение у самца одной Y-хромосомы и трех хромосом, несущих однокопийный ген, маркирующий у остальных млекопитающих X-хромосому; Gallardo, 1992; Gallardo *et al.*, 1999), позволяет признать гибридное видообразование у млекопитающих, сопровождающееся полиплоидизацией, явлением редким, но реальным (Gallardo, 1992; Gallardo *et al.*, 1999; 2004).

Оценка способа размножения и эволюционных способностей тетраплоидных видов *Octodontidae* может быть двоякой. С одной стороны, можно думать, что их двуполое размножение, действительно, служит эффективной рекомбинации, обеспечивающей виду полиморфизм. С другой стороны, можно допустить, что оно несет явные черты двуполого размножения (участие самца и самки, редукция в ходе гаметогенеза числа хромосом), но вместе с тем показывает признаки ограничения рекомбинации. Мейоз октодонтид, скорее, свидетельствует в пользу второй возможности. Во время кроссинговера только хромосомы, полученные от одного из предковых видов, обмениваются между собой участками. Таким образом, в мейозе тетраплоидного вида происходит независимая рекомбинация двух предковых хромосомных наборов, которые никогда не смешиваются и не обмениваются аллелями. Гибридное состояние, возникшее при скрещивании предковых видов, сохраняется несмотря на постоянное двуполое размножение.

Подобно партеногенетическим формам, пользующимся преимуществами остановки рекомбинации, двуполые полиплоидные виды удовлетво-

ряют признакам «биологического прогресса», который характеризуется (Северцов, 1934, с. 60):

- «1) численным увеличением особей <...> данной систематической группы,
- 2) прогрессирующим расселением, т. е. захватом новых ареалов обитания, и
- 3) распадением <...> на подчиненные систематические единицы».

Восстановление гаметогенеза и вместе с ним изоляция от предковых видов осуществляются у *Octodontidae* и *Xenopus* с помощью очень грубого и действенного механизма — скачка плоидности. Согласно А. Н. Северцову биологический прогресс может достигаться разными путями, в том числе путем дегенерации. В случае с октодонтидами и ксенопусами он достигается путем разрушения генетической системы вида, включая утрату полноценной рекомбинации и способности к популяционной эволюции.

ВЫВОДЫ

1. При переходе к клонированию неизбежным последствием остановки или значительного ограничения рекомбинации становится то, что полиморфная популяция двуполого вида распадается на ряд генетически однородных внутри себя, конкурирующих клонов.

2. Конкуренция клонов наряду с генетико-автоматическими процессами («случайной» утратой редких генотипов) ведет к преимущественному выживанию высокогетерозиготных клонов и к быстрому сокращению их числа (в пределе — до одного клона). Разнообразие аллелей в каждом локусе при этом неизбежно падает.

3. Переход к клонированию устраняет не только рекомбинацию, но и материал для популяционной эволюции — запас редких рецессивных аллелей.

4. Любая клональная «популяция» состоит из элитных особей (наиболее приспособленных в узком интервале условий) и может вытеснять предко-

вые двуполые популяции на географическую или экологическую периферию видового ареала. В этом смысле успешный клон способен узурпировать некоторые свойства вида.

5. Вид — результат исторического развития; он наследует значительную долю генофонда других, ранее существовавших, предковых для него видов. Для сохранения эволюционных возможностей он обречен в каждом поколении в составе генетического груза (наряду со сбалансированными летальными и пр.) нести запас несовременных, редких, но прежде имевших высокие частоты аллелей, которые могут быть использованы в будущем.

6. Вид — двуполой, полиморфный, способный к эволюции — порождает клоны; но не наоборот. Клон — явление коротко живущее, уязвимое, зависимое; его эволюционные потенции весьма ограничены.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография

1. Гребельный С. Д., 2008. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. Санкт-Петербург: издание Зоол. ин-та РАН, 287 с.

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

2. Гребельный С. Д., 1975. К фауне Actiniaria и Corallimorpharia Восточной Антарктиды. — Биология моря, №5, с. 3–14.
3. Гребельный С. Д., 1980. Симметрия актиний и значение особенностей симметрии для классификации Anthozoa. — Доклады АН СССР, т. 253, №4, с. 1022–1024.
4. Колтун В. М., Гребельный С. Д. и Селиванова Г. В. 1991. Полиплоидия у известковых губок: доводы и толкования. — Зоол. журн., т. 70, вып. 11, с. 17–22.
5. Mahnir V. M., Shumilov U. N., Kovalevskaya A. M., Romanenko L. A., and Grebelnyi S. D., 1993. Evidence for several types of biologically ac-

- tive substances in North Pacific sea anemones. — *Comp. Biochem. Physiol.*, v. 106c, no. 3, p. 661–665.
6. Grebelnyi S. D., 1996. Influence of parthenogenetic reproduction on the genotypic constitution and evolutionary success of populations and species. — *Hydrobiologia*, v. 320, p. 55–61.
 7. Grebelnyi S. D., 2000. The mechanisms of unisexual reproduction and pure either maternal or paternal inheritance. — *Trudy Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk*, v. 286, p. 61–68.
 8. Hartog J. C. den and Grebelnyi S. D., 2003. On the classification of *Corallimorphus* (Anthozoa: Corallimorpharia): the ratio of discal and marginal tentacles. — *Zoologische Verhandelingen, Leiden*, v. 345, p. 163–171.
 9. Hartog J. C. den and Grebelnyi S. D., 2004. The ratio of discal and marginal tentacles as a feature for species characteristic in *Corallimorphus* (Anthozoa: Corallimorpharia). — *Trudy Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk.*, v. 300, p. 109–120.
 10. Гребельный С. Д., 2007. Новые находки в северных и дальневосточных морях России морской анемоны *Ptychodactis patula* Appellöf, 1893 (Anthozoa: Actiniaria: Ptychodactiidae). — *Биология моря*, т. 33, №1, с. 59–61.
 11. Гребельный С. Д., 2009. Однополое размножение и наследование только по материнской или по отцовской линии. — *Онтогенез*, т. 40, №3, с. 185–190.
 12. Гребельный С. Д., 2009. Утрата аллельного разнообразия у видов гибридного происхождения. — *Экологическая генетика*, №2, с. 47–49.
 13. Grebelnyi S. D., 2009. Unisexual Reproduction: Either Maternal or Paternal Inheritance. — *Russian Journal of Developmental Biology*, v. 39, no. 3, pp. 145–149.

Статьи в других изданиях

14. Гребельный С. Д., 1988. Косвенные доказательства существования в жизненном цикле низших беспозвоночных бесполого «спороносяще-

- го» поколения. — В сб.: Колтун В. М. и Степаньянц С. Д. (ред.) Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Ленинград, с. 75–80.
15. Гребельный С. Д., 1993. Остановка рекомбинации наследственных признаков и связанная с ней экспансия вида. — В сб.: Материалы VI совещания «Вид и его продуктивность в ареале» (Программа ЮНЕСКО «Человек и биосфера»), с. 10–11.
16. Grebelnyi S. D., 2000. Anthozoa: Hexacorallia. P. 24–27. In: Gutt J., Sirenko B. I., Arntz W. E., Smirnov I. S., and De Broyer C. (Eds.) Biodiversity of the Weddell Sea: macrozoobenthic species (demersal fish included) sampled during the expedition ANT XIII/3 (EASIZ I) with RV «Polarstern» — Berichte zür Polarforschung, Heft 372, 103 S.
17. Гребельный С. Д., 2005. Много ли на свете клональных видов. Часть первая. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов. — Журн. зоологии беспозвоночных (Москва), т. 2, №1, с. 79–102.
18. Гребельный С. Д., 2006. Много ли на свете клональных видов. Часть вторая. Клонирование в природе, его роль в формировании разнообразия фауны и флоры. — Журн. зоологии беспозвоночных (Москва), т. 3, №1, с. 77–109.
19. Гребельный С. Д., 2008. Клональные виды и видообразование. С. 44–45. — В сб.: «Хромосомы и эволюция». Симпозиум памяти Григория Андреевича Левицкого (1878–1942). Санкт-Петербург, 108 с.
20. Гребельный С. Д. 2008. Сетчатое видообразование у беспозвоночных и позвоночных животных. (Международная конференция «Проблемы эволюционной морфологии животных», посвященная 100-летию со дня рождения академика А.В. Иванова) — Труды Санкт-Петербургского общ-ва естествоиспытателей, сер.1, т. 97, №2, с. 16–40.
21. Гребельный С. Д. 2009. Гибридное происхождение клональных и двуполых видов животных. С. 276. — В кн.: Съезд генетиков и селекционеров, посвященный 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 5-й съезд Вави-

ловского общества генетиков и селекционеров под ред. Н. К. Янковского и В. К. Шумного. Часть 2. Москва, 407 с.

22. Гребельный С. Д., 2009. Изменение уровня пloidности при гибридном видообразовании у растений и животных. С. 115–116. — В кн.: Родионов А. В. и В. С. Шнеер (ред.) Кариология и молекулярная систематика. Санкт-Петербург. 157 с.
23. Гребельный С. Д., 2010. «Недарвиновское» видообразование в свете современных представлении генетики и геномики. С. 306–313. — В кн.: Материалы международных конференций «Чарльз Дарвин и современная биология» под ред. И. А. Горлинского, С. Г. Инге-Вечтомова и Э. И. Колчинского. Санкт-Петербург.

Тезисы

24. Гребельный С. Д., 1989. О жизненном цикле низших беспозвоночных. — В сб.: Колтун В. М., Марфенин Н. Н. и Степаньянц С. Д. (ред.) Фундаментальные исследования современных губок и кишечнополостных. (Тез. докладов всесоюзн. конф.) Ленинград, с. 38–39.
25. Grebelnyi S. D., 1994. Influence of parthenogenetic reproduction to the genetic constitution and evolutionary success of population and species. — International symposium «Diapause in Crustacea», St. Petersburg, p. 12 (Abstract of the talk).
26. Grebelnyi S. D., 1996. Competition between clones in sea anemones and other Coelenterates, its consequence to species diversity and classification. — In: Abstracts of the 31st European Marine Biology Symposium, Saint Petersburg, p. 31.
27. Гребельный С. Д., 1997. Клональные виды, их место в природе и систематике животных. — В сб.: «Отчетная научн. сессия по итогам работ 1996 года.» (Тезисы докладов.) Издание Зоологического института Российской Академии Наук, Санкт-Петербург, с. 13–15.
28. Grebelnyi S. D., 1999. Characteristic features of clonal species and their role in composing of regional faunas and floras. P. 22–24. — In: Methodo-

- logical issues in zoological research. (International conference dedicated to the 275th anniversary of the Russian Academy of Science, St. Petersburg) Abstracts, 91 p.
29. Гребельный С. Д., 2000. Механизмы однополого размножения и наследования по материнской либо только по отцовской линии. — В сб.: «Отчетная научн. сессия по итогам работ 1999 года.» (Тезисы докладов.) Издание Зоологического института Российской Академии Наук, Санкт-Петербург, с. 17–18.
30. Гребельный С. Д., 2006. Сетчатое видообразование у беспозвоночных и позвоночных животных. С. 27–29. В сб.: «Проблемы эволюционной морфологии животных.» (Тезисы докладов Межд. конф., посвященной 100-летию со дня рождения академика А. В. Иванова) Издание Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, 144 с.
31. Гребельный С. Д., 2009. Реальность «недарвиновского», скачкообразного видообразования в свете современных представлении геномики. С. 96–98. — В кн.: Чарльз Дарвин и современная наука. (Тезисы докладов международных конференций «Чарльз Дарвин и современная биология» и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма») под ред. И. А. Горлинского, С. Г. Инге-Вечтомова и Э. И. Колчинского. Санкт-Петербург, 417 с.

Подписано в печать 03.02.11. Формат 60*84 1/16.

Бумага офсетная. Печать ризограф. Печ. л. 2,0.

Тираж 100 экз. Заказ 29 .

Отпечатано с готового оригинал-макета.

ООО "ПиФ.ком"

197101, С.-Петербург, ул. Большая Монетная, 3 лит. А

938-49-94
